Ueber die

Zeit der Bestimmung

der

Hauptrichtungen

des

Froschembryo.

Eine biologische Untersuchung

von

Dr. Wilhelm Roux,

Privatdocent an der Universität und Assistent am anatomischen Institut zu Breslau.

Leipzig,

Verlag von Wilhelm Engelmann.

1883.

(Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.)

Von den wunderbaren Vorgängen der formalen und qualitativen Selbstdifferenzirung des sich entwickelnden Eies, als deren Resultat uns der Cyclus embryonaler Formenbildungen entgegentritt, ist nach der Analyse einer der wichtigsten, wenngleich bis jetzt wenigst beachteten Vorgänge die Bestimmung der Richtungen des Geschehens. Denn fast alle Vorgänge der Entwickelung können nicht nach allen Richtungen in gleicher Weise erfolgen, sie müssen vielmehr bestimmten Prädilectionsrichtungen folgen oder überhaupt nur in einer ganz bestimmten Richtung sich vollziehen, um das System bestimmt gerichteter Gestaltungen, welches das fertige Individuum im Ganzen und in seinen Theilen darstellt, hervorzubringen. Dies gilt sowohl für die quantitativen Elementarvorgänge des Wachsthums und der Theilung der einzelnen Zellen und ganzer Zellcomplexe, wie für die Vorgänge continuirlich sich verbreitender qualitativer Differenzirungen. Mag dabei die Richtung der uns bekannten einzelnen formalen und qualitativen Differenzirungsvorgänge immer erst mit den betreffenden Vorgängen selber bestimmt werden, oder mag sie bereits vorher, weit früher schon in anderen Vorgängen ihre Normirung erhalten, immer wird es für uns von Interesse sein, zu wissen, wann die Richtungen des einzelnen Geschehens zuerst normirt werden, denn dann erst werden wir auch mit Aussicht auf Erfolg nach den wahren Ursachen dieser Normirung forschen können. Die Vermuthung liegt nahe, dass vielleicht das ganze Entwickelungsgeschehen von vorn herein in der Weise normirt sein muss, dass von vornherein in bestimmter Weise Richtung auf Richtung sich setzen muss, um das spätere in den Richtungen

seiner Formen normirte Individuum hervorzubringen, dass ein continuirliches System auf einander sich setzender Richtungen zu diesem Endziel unerlässlich nöthig ist.

Zur Beurtheilung dieser letzteren Frage verspricht die Kenntniss der zeitlichen Bestimmung der Hauptrichtungen des späteren Individuums uns am meisten Aufschluss zu geben; denn diese Richtungen werden voraussichtlich die am frühesten und tiefsten angelegten sein, ausserdem sind es auch, als die Hauptrichtungen, die am leichtesten erkennbaren, und vielleicht wird die Erkenntniss dieses fundamentalsten Richtungsvorganges uns einen Einblick in die Richtungsbildung überhaupt thun lassen.

Fast aber scheint es, als hätten wir uns doch in der Wahl unseres Themas, welches uns zu diesem Zwecke führen soll, vergriffen; denn ist nicht die Achsenbildung des Embryo, die Ausbildung der definitiven Achsenorgane einer der späteren Vorgänge, welchem das in sich fest geordnete Richtungssystem der Furchung vorausgeht, um dann aber zur Bildung der richtungslosen Blastula zu führen und damit jeden Zusammenhang mit der späteren bilateralen Symmetrie des Embryo von der Hand zu weisen. Stellt sich uns nicht somit die Bildung der Embryonalachse als ein ganz neuer Vorgang, als die Einführung einer ganz neuen Richtung in das vorher in keiner Weise eine bilaterale Symmetrie erkennen lassende Geschehen dar? Und gewinnt es damit nicht den Anschein, als ob die spätere Hauptrichtung nicht von vornherein normirt sei, sondern vielleicht einer zufälligen Ungleichheit der äusseren Einwirkungen die Entscheidung ihrer Verlaufsrichtung verdanke?

Diese Zweifel und diese Fragen sind es nun, über welche wir uns in dieser Arbeit Gewissheit verschaffen wollen.

Blicken wir uns zunächst in der Litteratur nach bereits vorhandenen Angaben um, so finden wir wenig, welches uns Gewissheit verschaffen könnte. Am frühesten scheint *Kölliker* eine auf unser Thema bezügliche Beobachtung gemacht zu haben. Er beschreibt*) eine schon in den frühesten Furchungs-

*) A. Kölliker, die Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Zweite Auflage, pag. 79.

stadien des Hühnereies constant sich zeigende Ungleichheit der Grösse der Furchungskugeln der Art, dass nach entgegengesetzten Seiten der Keimscheibe einerseits die grössten, andererseits die kleinsten Zellen sich finden. Er knüpft an diese Beobachtung vermuthungsweise die Aeusserung, dass der schneller sich furchende Theil zum späteren hinteren Theile des Blastoderma sich gestalte, in dem die ersten Spuren des Embryo entstehen. Danach würde schon in einer sehr frühen Zeit eine wenn auch noch sehr unbestimmte Andeutung des Vorn und Hinten zu erkennen sein, sofern die Richtigkeit dieser Vermuthung erwiesen wäre.

Viel bestimmter sind die Angaben eines neueren Autors. *J. P. Nuel* theilt in seiner Arbeit über die Entwickelung des Petromyzon Planeri*) parenthetisch mit, dass er schon am unbefruchteten Ei dieser Thiere eine Verschiedenheit in der Grösse der Dotterkörner habe wahrnehmen können, welche sich bis zum Auftreten der Rückenfurchen erhalte, und es sei zu beobachten, dass die Rückenfurche durch die Mitte des feinkörnigen Abschnittes hindurch gehe. Er folgert daraus, dass, sofern sich seine Beobachtung bestätige, die künftige Rückenfurche schon im unbefruchteten Ei bestimmt sei. Wir erfahren aber nichts von ihm über die Gestalt der feinkörnigen Masse, wir wissen daher nicht, ob sie länglich oder rund ist, und ob daher die Mitte derselben eine bestimmte Linie oder bloss ein Punkt ist, durch welchen unendlich viele Mittellinien gelegt werden können. Ausserdem findet sich auch keine Angabe über das Verhalten der so früh schon bezeichneten Richtung zu den Furchungsrichtungen. Immerhin ist diese Mittheilung von hohem Interesse, und es ist bloss eine weitere Bestätigung derselben und eine genauere Detaillirung derselben abzuwarten, um ihr die höchste Bedeutung zuzuerkennen. Ausserdem deutet sie einen Weg an, auf welchem sicherer Weise unsere Frage gelöst werden kann, nämlich auf dem Wege des Suchens nach speciellen, formalen oder qualitativen Charakteren des Eies, welche sich durch die erste Periode der Entwickelung hindurch bis zum Auftreten der definitiven

*) Archives de Biologie, Bd. II, p. 410. 1881.

bezüglichen Organanlagen erhalten und uns so directe Beziehung des späteren Geschehens auf das Ei gestatten. Solche Charaktere können zum Theil in der äusseren Gestalt des Eies liegen, zum Theil aber müssen sie im Ei liegen, und es werden immer von Nöthen sein eine Linie und zwei bestimmt charakterisirte Punkte, von denen wenigstens der eine ausserhalb der Linie liegen muss, oder 3 Punkte, welche nicht in einer geraden Linie liegen und nicht bloss durch ihre Lage charakterisirt sind, oder zwei nicht parallele feste Richtungen.

Es wird nicht leicht sein, die nöthige Anzahl Merkmale von der erforderlichen Dauer im Wechsel der Entwickelungsvorgänge zu finden, und es muss noch zweifelhaft erscheinen, ob in der That Nuel ein solches Beispiel im Ei des Petromyzon aufgefunden hat.

Es giebt aber noch einen anderen und in dem Erfolge seines Betretens weniger von der Gunst des Zufalls abhängigen Weg, unseren Zweck zu erreichen. Wenn nämlich das Ei eine geeignet feste und dicke Hülle hat, um es auf einer Unterlage fixiren zu können, so sind wir im Stande, das ganze sichtbare Geschehen während der Entwickelung auf ein äusseres festes System von Richtungen zu beziehen. Diesen Weg schlug ich ein, und ich wählte das in dieser Beziehung scheinbar ungemein günstige Froschei, welches mir von den Versuchen meines Collegen *Born,* welcher mit sehr grossen Massen arbeiten musste, immer in genügender Anzahl zur Verfügung stand. College *Born* war so liebenswürdig, mir immer das für meine Beobachtungen nöthige Material mit zu befruchten und mir auch ausserdem seine reichen Kenntnisse und Erfahrungen auf dem betreffenden Gebiete zu Gute kommen zu lassen.

Das Froschei ist nun aber für unseren Zweck einer vollkommen unveränderlichen Fixation des Eies gegen ein äusseres System von Richtungen bei genauerer Prüfung nicht so günstig, als es auf den ersten Gedanken erscheinen mag.

Denn einmal ist das Ei nicht an der dasselbe einschliessenden Gallerthülle selber befestigt, sondern es schwimmt nur innerhalb derselben und zwar in einer mit Flüssigkeit erfüllten Höhle, welche so eng ist, dass sie das Ei fast berührt und bei Aenderung der Durchmesser des Eies bald die weitere Umgestaltung des Embryo hemmen würde, wenn sie sich nicht

zugleich selber vergrösserte. Aber die Vergrösserung ist so gering, dass eine geringe Dehnung oder Compression der Gallerthülle schon den eingeschlossenen Embryo, sobald er die Kugelform verlässt, zwingt, sich mit seiner grössten Dimension in die grösste Dimension der Gallerthülle einzustellen, also seine bisherige Stellung zu verändern. Andererseits ist die Gallerthülle im Uterus relativ dicht und dünn und quillt erst im Wasser auf, und zwar setzt sich dieser Process Tage lang fort, während die erste Furchung, also der sichtbare Beginn der Entwickelung, bereits 3 bis 4 Stunden nach der Befruchtung seinen Anfang nimmt.

Diese Verhältnisse bedingen eine Anzahl Fehlerquellen, welche ich zwar zumeist im Voraus abgeleitet hatte, deren Einfluss aber und deren Schwierigkeiten der Beseitigung ich bedeutend unterschätzt hatte. Erst durch eine beträchtliche Anzahl misslungener, das heisst nicht zu irgend einem bestimmten Resultat führender Versuche, lernte ich die Grösse dieser Fehler und die Mittel, sie zu bekämpfen, kennen. Sie im Einzelnen zu schildern, würde den Leser ermüden und mehr Raum einnehmen, als die Mittheilung der wenigen schliesslich fast fehlerfreien Versuche. Die letzteren liessen sich leider nicht weiter vermehren, da inzwischen die diesjährige Laichperiode abgelaufen war; trotzdem aber ist das Resultat, wie ich glaube, durch die mitgetheilten Zahlen vollkommen sichergestellt.

Der Umstand, dass das Ei in der Gallerthülle schwimmt, erfordert eine vollkommene Ruhigstellung des ganzen Gebildes, weshalb die Glasschalen mit den Eiern auf den Tisch aufgeklebt und jede Erschütterung des letzteren sorgfältig vermieden wurde. So musste das Ei in der Stellung, welche es nach der Ruhigstellung einnahm, zufolge des Gesetzes der Trägheit verharren, so lange nicht Aenderungen der Massenvertheilung im Ei selber eine Drehung um den ruhenden Schwerpunkt nöthig machten. Indess eine absolute Ruhe war nicht herzustellen; und es war überhaupt nur dann ein Resultat zu erhalten, wenn Aenderungen der Massenvertheilung, welche zu Drehungen um eine andere, als die für unsere Versuche nöthige feste Achse, innerhalb unseres Untersuchungszeitraumes nicht vorkamen; ein Verhältniss, über welches nur durch die

Versuche selber Aufklärung zu gewinnen war, da wir eben die Lage der für uns festen Achse, das heisst der Anteroposterior-Linie nicht kannten, sondern sie erst bestimmen wollten. Die Beobachtungen ergaben nun, dass in der That solche Veränderungen des Eies in der uns interessirenden Periode nicht vorkommen, sofern dieselbe nur möglichst abgekürzt wird, z. B. sofern wir den ersten Moment abpassen, in dem das entscheidende Stadium, die sichtbare Ausbildung der Rückenfurche zu erkennen ist. Sehr bald danach aber ändern sich, wie aus einer mitgetheilten Tabelle zu ersehen ist, die Massenverhältnisse derart, dass das Resultat durch eine Beobachtung erst zu dieser Zeit vollkommen verwischt wird.

Die zweite Schwierigkeit bildete die Fixirung der Gallerthülle. Es war hier das Problem zu lösen, wie eine elastische, sich gleichmässig ausdehnende Kugel derart in einer Flüssigkeit zu fixiren ist, dass sie beim Ausdehnen nicht gehemmt wird und andererseits keine Drehung erfährt. Ich fixirte zunächst die Eier auf dem Wachs, mit welchem die Glasschalen zu diesem Zwecke ausgegossen waren, durch feine Insektennadeln, welche durch die periphere Zone der Gallerthülle senkrecht in den Boden eingestochen wurden. Ich glaubte dadurch eine zwar mit geringer, aber doch bei mehr als vier, bei sechs, acht Nadeln allseitig ziemlich gleicher und daher nicht zu Drehungen Veranlassung gebender Compression verbundene genügende Fixation hervorbringen zu können. Indessen das Resultat entsprach nicht den Erwartungen. Daher wurde weiterhin versucht, durch eine geringe Dehnung der Gallerthülle beim Aufstecken, die durch die Quellung entstehende Compression zu bekämpfen, wovon ich mir einen günstigen Erfolg versprach, da zugleich durch Einlegen in Eiswasser die Entwickelung der befruchteten Eier verzögert wurde, so dass die Quellung zur Zeit der Fixation vor Eintritt der Furchung schon weiter vorgeschritten war, als bei ungehemmter Entwickelung. Aber selbst bei Verzögerung des Beginnes der Furchung und der Fixation auf 10 Stunden wurde das Ziel nicht erreicht. Nachdem ich mich von der absoluten Ungeeignetheit dieser Methode überzeugt hatte, probirte ich zwei neue Arten der Fixation. Erstens die Suspension der Eier an einer durch die Gallerthülle gestossenen, wagrecht befestigten Nadel,

zweitens die Fixirung durch unter einem Winkel von 45 Grad zum Boden in den unteren Theil der Gallerthülle gestossene regulär angeordnete Nadeln. Warum die erstere dieser Befestigungsarten nicht zum Ziele führte, weiss ich nicht; ich vermuthe nur, dass die stärkeren Schwankungen, welche bei Erschütterungen durch vorüberfahrende Wagen dabei eintraten, die Ursache davon waren. Die zweite Methode, welche bei dem Vorhandensein einer leichten Verschiebbarkeit der Gallerthüllen an den Nadeln theoretisch ziemlich genügend erscheint, ergab bessere Resultate. Die Schwierigkeit besteht aber bei ihr darin, die Nadeln vollkommen regulär unter sich und zum Eie zu vertheilen, weshalb die Fixation mit bloss zwei Nadeln sich am meisten bewährte. Es soll unten das Resultat dieser Methode im Einzelnen mitgetheilt werden.

Da unser Zweck ist, die Zeit der ersten Bestimmung der Körperachsen des Embryo zu ermitteln, und da beim Froschei, wie bei allen telolecithalen Eiern, also den Eiern mit einseitig angehäuftem Nahrungsdotter die Rücken- und Bauchseite schon durch dieses Lageverhältniss bestimmt wird, indem die Lage des Nahrungsdotters stets die Bauchseite bestimmt, so war also bloss die Richtungsbestimmung der Medianebene zu ermitteln. Diese Bestimmung muss in die Zeit vor dem sichtbaren Auftreten der Rückenfurche, also in die Zeit der Gastrula, der Blastula, oder der Furchung fallen.

Die Furchung stellt die ersten äusserlichen Entwickelungsvorgänge dar, und diese sind zugleich unter sich bestimmt gerichtete; während die Blastula ausser der dorsoventralen keine Richtung weiter unterschieden zeigt. Von der Gastrula ist es bekannt, dass schon bald nach Beginn ihrer Bildung die Rückenseite des Blastoporus an dunklerer Färbung kenntlich ist, womit zugleich der Punkt bezeichnet ist, an dem die Rückenfurche sich zu entwickeln beginnt. Ich war aber nicht im Stande dieses früheste, übrigens auch bezüglich der künftigen Richtung der Rückenfurche noch etwas unbestimmte Stadium beobachten zu können, da die bezügliche Stelle des Eies stets unten liegt, während für uns bloss die Oberfläche der Beobachtung zugänglich war. Da die Blastula keine Richtungen erkennen lässt, so ging ich direct zur Furchung zurück und

zwar auf den Ausgangsmoment derselben. So stellte ich die Frage:

> Besteht zwischen der Richtung der ersten Furchungsebene und der Richtung der Medianebene des späteren Embryo irgend eine constante Beziehung oder sind beide vollkommen unabhängig von einander?

Im ersteren Falle musste ein constantes Winkelverhältniss beider Richtungen sich ergeben, im letzten mussten immer verschiedene Winkelgrössen sich darstellen.

Die thatsächlichen Beobachtungen ergaben nun auf das Evidenteste zunächst das letztere Verhalten; es traten wiederholt bei Versuchsreihen von 12 bis 16 Eiern Winkel aus allen Decaden von 0—90° hervor; und bei der Constanz dieses Auftretens lag es in der That sehr nahe, dieses als das richtige Resultat anzusehen und weitere Versuche zu unterlassen. Trotzdem aber sagte ich mir, dass auch ein solches Resultat nur nach Beseitigung aller nur denkbaren und sich zeigenden Fehlerquellen als sicher angenommen werden dürfe, und dass also im vorliegenden Falle ein solches Resultat überhaupt nicht feststellbar sein könne, da die eine Fehlerquelle, welche aus der Suspension des Eies in einer Flüssigkeit auch bei den geringsten Erschütterungen folgt, weder zu beseitigen noch zu messen ist. Also unsere Untersuchung konnte ein sicheres Resultat überhaupt nur dann geben, wenn eine constante Beziehung in verschiedenen Versuchsreihen hervortrat, da bei der Inconstanz der Grösse der Fehlerquellen diese kein constantes Resultat hervorbringen konnten. Zeigte sich aber dauernd ein inconstantes Resultat, so waren wir unfähig zu entscheiden, ob dies das wahre Resultat selber oder bloss die Wirkung der Fehlerquellen sei, und wir gewannen somit überhaupt kein Resultat.

Diese Gründe und dabei die feste Ueberzeugung, dass doch irgend eine feste Beziehung zwischen den bezüglichen Richtungen bestehen müsse, dass unmöglich die Continuität der Richtungen des normalen embryonalen Geschehens an einer Stelle unterbrochen sein könne, und dass eine der normalen Hauptrichtungen nur durch einen Zufall, das heisst durch eine nicht normirte äussere Einwirkung bedingt sei, veranlassten

mich unermüdlich die Fehlerquellen aufzusuchen und zu vermeiden.

Das erste etwas „bessere“ Resultat, das heisst, welches schon eher eine constante Beziehung zwischen der ersten Furchungsebene und der späteren Medianebene hervorblicken liess, ergab die Fixation des Eies mit zwei unter Winkeln von 45° gegen den Boden geneigten Nadeln, nach vorausgegangener 6stündiger Behandlung mit Eiswasser. Beim ersten Versuche mit dieser Methode entwickelten sich bloss drei Eier bis zur Anlage der Rückenfurche, und sie zeigten Richtungsdifferenzen beider Ebenen von **2°**, **10°** und **14°**. Da beide Ebenen aus unbekannten Gründen normaler Weise stets in Richtung der Schwerkraft stehen, so ist ihr Neigungswinkel leicht von oben zu messen. Nur in seltenen Fällen war die Medianebene gegen die Horizontale geneigt; in diesen auf eine äussere Hemmung oder auf eine innere Abnormität deutenden Fällen war fast immer auch der Winkel beider uns angehenden Ebenen ein grösserer.

Die zweite Versuchsreihe mit dieser Methode ergab das folgende Resultat. Da ich bei der vorletzten Versuchsreihe zuerst die Beobachtung gemacht hatte, dass die bereits etwas weiter entwickelten Rückenfurchen stärker von der in die Wachsplatte eingezeichneten Richtung der ersten Furchungsebene abwichen, als die eben erst zum Vorschein kommenden Furchen, so schloss ich daraus auf eine Drehung des Eies nach dem Auftreten dieser Furchen, weshalb ich von da an mich bemühte, immer bei allen Eiern den ersten sicheren Moment zu beobachten, wo die Richtung der Rückenfurche in genügender Weise über den Rand der nach oben gewendeten Fläche des Eies zum Vorschein gekommen ist, um sicher gemessen werden zu können. Aus diesem Grunde wurde bei den nächsten Serien auch die Grösse dieses Fehlers durch wiederholte Messungen bestimmt und die folgende Tabelle (S. 12) gewährt zugleich den Einblick in dieses Verhältniss.

Betrachten wir zunächst die zuerst beobachteten Resultate, so betragen die Abweichungen der beiden Ebenen in fünf von den acht Fällen nur Null bis zehn Grad, und nehmen wir die drei Resultate des ersten Versuches mit dieser Methode hinzu, so fallen von 11 Eiern bei sieben derselben die beiden Ebenen

fast zusammen, bei einem weiteren beträgt die Differenz nur 14° und nur bei drei von elf zeigen sich grössere Winkeldifferenzen, von 20°, 28° und 67°.

	4h früh	5h	7h	8h	10h	9h abends.
1.	9°	20°	26°	44°	67°	67°
2.	3°	4°	8°	22°	42°	42°
3.	4°	4°	4°	20°	58°	58°
4.	0°	0°	0°	14°	63°	153°
5.	10°	14°	20°	28°	33°	33°
6.	20°	24°	42°	50°	80°	80°
7.	28°	28°	37°	45°	35°	50°
8.	67°	71°	75°	81°	54°	59°

Betrachten wir die Querreihen, so sehen wir, dass bei einigen Eiern schon innerhalb einer Stunde eine Drehung von 10° stattgefunden hat, dass die Drehung in drei Stunden im Maximum 26° erreichte, und dass nach 6 Stunden zumeist ein neues Stadium des Gleichgewichts eingetreten war. Wären die Eier erst um 5h zum ersten Male gemessen worden, so wäre das Resultat ein weit ungünstigeres gewesen, und um 7h hätten wir schon ein Ergebniss mit dem früheren Charakter, mit Vertheilung der Winkel auf alle Decaden erhalten. Bei den beiden ungünstigsten Fällen, mit Abweichungen der Flächen von 28° und 67° findet sich die Bemerkung, dass diese Eier zur ersten Beobachtungszeit früh 4 Uhr schon am weitesten entwickelt waren, also wohl schon in Folge der Gestaltänderung sich gedreht hatten.

Bei der vorhergehenden Versuchsreihe beobachtete ich an einem Eie einen räthselhaften Vorgang, welcher, da er nicht direct hierher gehört, in einer Anmerkung besprochen werden soll.*)

*) Eines der Eier gelangte nämlich nach der Bildung der Medullarfurche und dem damit verbundenen Länglichwerden nicht zu einer Ruhestellung, sondern es drehte sich drei Tage lang mit zwischen 2—6 Minuten wechselnder Umdrehungsgeschwindigkeit rechts herum um die dorsoventrale Achse; aber einmal war eine Umkehr der Umdrehungsrichtung wahrzunehmen, welche ich nur eine halbe Stunde beobachten konnte, da dann die Beobachtung unterbrochen werden musste; und bei Wiederaufnahme derselben nach einigen Stunden drehte sich der Embryo wieder rechts herum. Erschütterung,

Die nächste Verbesserung der Fixationsmethode bestand in der Befestigung durch zwei senkrecht zu einander derart durch die Gallerthülle gestossene Nadeln, dass die beiden Nadeln sich in der Mitte der innerhalb der Gallerthülle gelegenen Stücke berühren. Diese Nadeln wurden dann auf den Boden des Gefässes gelegt und mit einigen Stiftchen so befestigt, dass sie weder die Gallerthülle zerren, noch bei Er-

---

Insolation der Morgensonne frei oder durch eine Loupe etwas verstärkt, Dunkelheit hatten keinen erkennbaren Einfluss auf die Umdrehungsgeschwindigkeit; dagegen schien Zusatz warmen Wassers dieselbe zu beschleunigen, Zusatz kalten Wassers sie zu verzögern. Die Kraft, welche die Umdrehung bewirkte, blieb räthselhaft, da die Umdrehungsachse in der Gallerthülle verschiebbar war; bei Schiefstellung des Glases nämlich kehrte der Embryo in der Gallerthülle zu seiner wagerechten Stellung zurück und drehte sich weiter um die neue senkrechte Achse; damit wurde es unwahrscheinlich, dass vielleicht eine Art abnormer Weise vorhandener, gewundener Hagelschnur durch Aufdrehen der Windung beim Quellen die Umdrehung bewirke. Nur bei sehr starker Neigung wurde die Drehung durch die Wandung der Höhle gehemmt; man sah, dass der Embryo, wenn sein Kopf oder Schwanz an einer bestimmten Stellung ankam, sich nur ganz langsam bewegte, nachdem aber diese Stelle überwunden war, mit grösserer Geschwindigkeit die übrigen drei Quadranten durchlief. Bei noch stärkerer Neigung trat vollkommene Hemmung an der betreffenden Stelle ein. Die einzige Möglichkeit erschien mir danach die, dass elektrische Ströme links herum in der Oberfläche des Embryo vom Kopfe über die linke Seitenfläche caudalwärts und über die rechte Seite zurück zum Kopfe kreisten und dem Embryo so durch Rückstoss die Umdrehungsbewegung rechts herum ertheilten. Da ich meine Aufmerksamkeit bei der beschränkten Dauer der Laichperiode anderen Vorgängen zuwenden musste, unterblieben auf Nachweis dieser hypostasirten Ströme gerichtete Untersuchungen, obgleich mir noch fünf weitere solche „Wende-Embryonen“ von zum Theil noch grösserer, zumeist aber geringerer Umdrehungsgeschwindigkeit vorkamen. So unterblieb auch der vielleicht ein interessantes Ergebniss liefernde Versuch, den Embryo elektrisch zu tödten und dann das weitere Verhalten bezüglich der Umdrehung zu beobachten. Bei einem mit dem Brennglas getödteten Embryo hörte die Bewegung auf, was aber hierbei auch durch Coagulation der Suspensionsflüssigkeit bedingt sein konnte. Woher kommen aber die elektrischen Ströme und warum sollen sie bei anderen, ebenfalls normalen Embryonen fehlen? Oder waren sie überall vorhanden und bloss die Bewegungswiderstände in der Suspensionsflüssigkeit ungleich? Ganz langsame, stetige Umdrehungen à 20—30 Minuten scheinen in der That öfter vorzukommen. Die Bewegungen hören auf, wenn der Embryo so lang ist, dass er trotz der seitlichen Umbiegung des Schwanzes an die Gallerthülle anstösst.

schütterungen schlottern konnten. Das Ei ruht hierbei auf einer sehr breiten Fixationsfläche, und die Gallerthülle kann sich fast ungehemmt ausdehnen, ohne dass die geringste Drehung möglich ist. Die mit dieser Methode gewonnenen Winkel betrugen **0°**, **0°**, **0°**, **1°**, **2°**, **2°**, **2°**, **5°**, **11°**, **12°**, **15°**, **18°**, **21°**, **27°**, **40°**; also von 15 Fällen stimmen zehn fast überein, die weiteren fünf weichen successive weiter ab, aber nur zwei in höherem Maasse.

Gleichzeitig mit dieser Art wurde eine ganz neue, viel einfachere Methode versucht, welche auf einer Beobachtung meines Collegen *Dr. Born* beruht. Derselbe theilte mir mit, dass die Eier, welche bekanntlich in dem Gefäss, in dem sie befruchtet werden, sehr fest am Boden ankleben, wenn man sie in demselben belässt, trotz der hochgradigen Auflockerung durch die Quellung noch nach einigen Tagen festhaften. Ich bezweifelte zunächst die Verwendbarkeit dieser Art der Fixation bloss an der äussersten Peripherie der Hülle, weil bei der Auflockerung der Hülle und in Folge der kleineren Befestigungsfläche und der grösseren Entfernung derselben von dem Mittelpunkt des Eies jede Erschütterung ein viel grösseres Schlottern desselben hervorbringen musste und hervorbrachte, als bei den früheren Methoden; dann erschien es auch zweifelhaft, ob wirklich die Fixation so lange genügend festhalten würde. Der Versuch ergab indess, dass die Fixation bei Rana fusca sogar noch einen Tag länger, als nöthig ist, anhält; und auch andererseits mussten die Vortheile die Nachtheile überwiegen, denn ich erhielt mit ihr die constantesten Resultate. Die meisten Eier, welche so sich fixirt hatten, und deren erste Theilungsrichtung in die Wachsplatte eingezeichnet war, waren, wie leider häufig, schon vor der Anlage der Rückenfurche abgestorben, so dass bloss acht Eier mit folgenden Winkeln übrig blieben: **0°**, **0°**, **1°**, **1°**, **3°**, **5°**, **20°**, **27°**. Also von acht Eiern stimmen sechs fast absolut überein; zwei wichen ab, von denen aber das mit der grössten Abweichung am Rande des Gefässes stand und in seiner Ausdehnung durch die Wandung des Gefässes gehemmt worden war. Ich erwartete nun, dass bei der hier möglichen, fast allseitig ungehemmten Ausdehnung der Gallerthülle auch die nachträgliche Drehung der Eier nach Bildung der Rückenfurche äussert gering ausfallen würde; trotzdem standen sie

andern Tages in Winkeln von 61°, 30°, 31°, 84°, 74°, 85°, 88°, 90° zur Richtung der ersten Theilung.

In diesem Stadium der Untersuchung endigte die Laichperiode der Rana fusca, und es muste daher die Laichung der Rana esculenta abgewartet werden. Diese schob sich durch die Kälte im Mai sehr lange hinaus, um sich in den ersten warmen Tagen am Ende des Monats um so rascher zu vollziehen und in einer einzigen Woche ihren Abschluss zu finden. In Folge dieser Verkürzung der Periode konnten bloss drei Versuchsreihen angestellt werden, welche durch die viel grössere Empfindlichkeit der Eier dieses Thieres ganz im Allgemeinen wie besonders gegen den schädlichen Einfluss des Wachses sehr gelichtet wurden. Andererseits machte sich eine besondere Eigenschaft Fehler schaffend beim ersten Versuche geltend, welchen Fehlern erst nach Erkenntniss der Ursache bei den beiden anderen Versuchen begegnet werden konnte. Die Eier kleben nämlich im Uterus aneinander, und bei dem Versuch, sie in der Samenflüssigkeit zu vertheilen, bilden sich feine Fäden, welche sich während der ganzen Dauer des Versuches erhalten und so die Eier untereinander und ausserdem noch mit dem Boden verbinden. Da sie auf dem Wachsboden nicht gut sichtbar sind, war mir ihr Andauern entgangen und erst das ungünstige Resultat des Versuches machte mich auf sie aufmerksam, sie wurden daher in den beiden nächsten Versuchen sorgsam entfernt, im letzten Versuch sogar schon ihre Bildung möglichst vermieden, da nach den Erfahrungen des zweiten Versuches die Entfernung nicht gut vollkommen möglich ist. Bei den beiden letzten Versuchen wurden ausserdem Glasgefässe ohne Wachsboden bevorzugt, einerseits wegen der stark giftigen Wirkung desselben, zweitens weil die Wachstafeln oft feine Poren besassen, welche die Verschiebung des Befestigungstheils der Gallerthülle auf dem Boden einseitig hemmen und so Drehungen veranlassen mussten, drittens weil bei dieser Art der Befestigung die Wachstafeln überhaupt überflüssig waren, indem die Notirung der Richtungen fast ebenso genau auf einem Blatt Papier, auf dem die Glasschale aufgeklebt war, an einer Situationsskizze der Eier verzeichnet werden konnten.

Die Resultate an Rana esculenta waren nun folgende: Beim ersten noch mit nachweisbaren Fehlern behafteten Ver-

such: 0°, 0°, 1°, 5°, 12°, 22°, 30°, 42°, 60°, 67°, 75°. Beim zweiten Versuch, mit nachträglicher Entfernung der vorhandenen Verbindungsfäden zwischen den Eiern: 1°, 2°, 4°, 6°, 9°, 11°, 18°, 25°, 48°.

Beim dritten Versuch unter Vermeidung der Entstehung solcher Fäden: **0°, 0°, 0°, 0°, 1°, 3°, 4°, 5°, 5°, 6°, 7°, 8°, 10°, 22°, 29°.** Von 15 Eiern fallen also bei 13 die Richtungen der ersten Furchungsebene und der Medianebene des Embryo vollkommen oder fast vollkommen zusammen, nur in zwei Fällen sind erhebliche Abweichungen, von 22° resp. 29°, vorhanden.

So ist es uns also gelungen, nach einem langen Kampfe mit den Fehlerquellen dieselben derartig zu unterdrücken, dass von der anfänglichen vollkommenen Zerstreuung der Winkeldifferenz auf alle Decaden eine fast vollkommene Concentration derselben um die Nulllage sich als constant hergestellt hat. Die noch verbleibende kleine Abweichung von 5° bis 10° wird jeder, der einmal derartige Versuche gemacht hat, bei der Kleinheit der runden schwimmenden Kugeln als so gering beurtheilen, dass er sich im Gegentheil wundern wird über die Möglichkeit, die Fehler so weit zu vermeiden. Die Concentration um den Nullpunkt ist eine so evidente, dass sie wohl Niemand verkennen wird, um so mehr, als die Abweichungen sich, wie noch hinzugefügt werden muss, nach beiden Seiten hin, nach rechts und links, fast gleichmässig vertheilen. So ist es wohl berechtigt, wenn ich das hervorspringende Bestreben, die Richtungen beider Ebenen zusammenfallen zu lassen, als das Gesetzmässige auffasse und die gefundenen kleineren und grösseren Abweichungen nicht auf Abweichungen von dem Gesetz, sondern, auf die noch restirenden Fehlerquellen des Versuches zurückführe und so das Gesetz aufstelle:

> Mit der Ebene der ersten Furchung wird beim Froschei zugleich auch die künftige Medianebene des Individuums bestimmt, und zwar fallen beide zusammen.

Wenn wir jetzt die Bedeutung dieses Gesetzes im Speciellen erörtern, so wird noch deutlicher die Berechtigung, die gefundenen Abweichungen auf die Fehlerquellen zurückzuführen, hervortreten.

Die erste Furchung theilt das Eimaterial in zwei gleiche Hälften und nach der Vollendung der Theilung wird normaler Weise nur noch wenig Material bei den folgenden Furchungen über diese Grenze geschafft. Wenn nun die spätere Medianebene, welche den Organismus in zwei symmetrische Hälften theilt, constant in diese Gegend der Furchungsebene und nachweisbar oft mit ihr zusammen fällt, so geht daraus hervor, dass die erste Furchung in diesen Fällen die Bedeutung der Zerfällung des Eimaterials in die den beiden späteren Körperhälften entsprechenden Theile hat. Darnach aber wird es unwahrscheinlich, dass in anderen Fällen ein durch die ganze Zelle durchgehendes Stück von 15 oder 20 Winkelgraden von je einer dieser beiden ersten Hälften nachträglich abgetrennt und zur Bildung der anderen Körperhälfte mit verwandt werde.

Nachdem so das Hauptresultat festgestellt und formulirt ist, muss der Leser noch etwas des Genaueren unterrichtet werden, unter welchen Umständen es gewonnen ist.

Nach dem Auftreten der ersten Furche wurde die Richtung derselben sofort in das Wachs oder auf das Papier fixirt. Aber oft kommt es vor, dass sich ihre Richtung, sei es durch Massenaustausch der beiden noch unvollkommen getrennten Theile, noch öfter aber durch Drehung des Eies erheblich ändert. Dies beides dauert gewöhnlich bloss bis nach dem Beginn, resp. bis nach der Vollendung der zweiten Furchung, nach welcher dann ein neuer mit einem Kreuz bezeichneter Strich gemacht wurde. Diese also oft bloss durch Drehung, oft aber auch durch wirklichen Massenaustausch veränderte resp. corrigirte Richtung der ersten Furchungsebene ist es, auf welche unsere Messungen sich beziehen.

Auf die eventuell alterirende Wirkung der Bildung einer sogenannten Brechungsfurche, welche durch flächenhafte Berührung zweier sich normaler Weise bloss mit den Kanten gegenüberstehenden Furchungskugeln der zweiten Theilung entsteht, und stets die eigentlichen Hauptfurchen ablenkt, hatte ich anfangs geachtet; aber zu dieser Zeit waren die Fehler der Methode noch zu gross, um solche Feinheiten beurtheilen lassen zu können. Bei der letzten Versuchsreihe mit R. fusca und bei R. escul. war diese Furche aber nicht wieder aufgetreten.

Bei den späteren Theilungen stellen sich öfter Zellen wieder in die Medianlinie und vertheilen ihr Material bei den weiteren Theilungen auf die beiden Ei- also auch Körperhälften, ohne indessen in Folge ihrer Kleinheit im Stande zu sein, die Richtung der Medianlinie dadurch zu ändern.

Mit diesem Resultat ist also die Richtung der Medianebene festgestellt und zwar ist die erste Furchungsebene, wie sie durch die nächste Furchung corrigirt wird, schon die Medianebene. Damit ist zugleich auch die dorsoventrale Richtung genauer bestimmt, als dies am unbefruchteten Ei durch die Polarität des Keim- und des Nahrungsdotter angedeutet ist; denn die erste Furche geht nicht immer durch die Mitte des Bildungsdotters, wohl aber durch die Mitte des ganzen Eies.

Es fehlt nun noch als letzte Hauptrichtung die Entscheidung über kopf- und schwanzwärts, und es ist die Frage: Wird die Entscheidung darüber, welches Ende der Medianebene resp. der ersten Furchungsebene den Kopf, welches den Schwanztheil liefern soll, auch schon in den Anfangsstadien der Furchung getroffen; oder ist vielleicht die Bestimmung dieser Differenz erst einer späteren Entwickelungsstufe und vielleicht unter Betheiligung einer äusseren Einwirkung vorbehalten?

An den Eiern von Rana fusca konnte ich darüber zu keinem Resultate kommen, da die Furchung hier zu unregelmässig und andererseits zugleich auch wieder zu regelmässig verlief; letzteres, weil die drei ersten Meridianfurchen alle grösste Kreise waren, welche sich alle in denselben beiden Punkten schnitten; zu unregelmässig, weil die weitere Furchung kein typisches Schema erkennen liess, wozu wohl die in den meisten Fällen stattgehabte Eisbehandlung beitragen mochte.

Bei Rana esculenta verlief die Furchung fast stets nach beiden Richtungen hin so günstig, dass ich schon an der ersten Serie Eier das charakteristische Furchungsschema aufstellen konnte, welches dann durch die beiden folgenden Serien, von kleinen Abweichungen abgesehen, durchaus bestätigt wurde. Dieses so einheitlich und leicht erkennbar aufgetretene Furchungsschema ist aber total verschieden von den neuerdings

von *Rauber**) für dieselbe Species aufgestellten Schemata, welche auch unter sich selber in hohem Maasse verschieden sind. Aus diesem letzteren Verhalten lässt sich wohl ableiten, dass *Rauber* Eier mit verschiedenartig gestörten Furchungen vor sich gehabt hat; nur eines seiner Bilder (Fig. 34) lässt die Züge des von mir beobachteten Schemas erkennen.

Die erste Furchungsebene geht auch hier durch den Mittelpunkt des Eies und steht senkrecht. Die zweite Furchung erfolgt wie gewöhnlich rechtwinkelig zur ersten, liegt aber excentrisch und schneidet somit nur einen Kugelabschnitt ab. Dadurch ist von vornherein ein Unterschied zwischen den zwei durch diese Querfurchung getrennten Theilen des Embryo gemacht; es bleibt bloss die Frage, zu welchem von beiden Körpertheilen der kleinere, resp. der grössere Abschnitt werden wird, und ob überhaupt eine constante Beziehung darin besteht.

Zunächst ist die excentrische Lage der zweiten Furchungsebene constant noch genauer bestimmt. Das Ei stellt sich nämlich jedenfalls zufolge einer inneren Verschiedenheit des specifischen Gewichtes des Materials immer so ein, dass die Mitte des braunen Poles nicht rein nach oben, sondern etwas nach einer Seite gerichtet ist; auf der andern Seite kommt daher etwas von der Randzone des weissen Poles zum Vorschein. Nach dieser letzteren Seite hin ist stets die zweite Furche excentrisch gelagert.

Das durch diese Einstellung entstehende Bild der oberen Hälfte des Eies wird stets durch die erste Furchungsebene annähernd symmetrisch getheilt und da die Einstellung schon vor der zweiten Theilung (ich habe leider nicht beobachtet, ob auch schon vor der ersten Theilung oder schon vor der Befruchtung) erfolgt, so ergiebt sich, dass dieser Unterschied der vorderen und hinteren Körperhälfte schon sehr frühzeitig normirt wird.

Indem diese Excentricität und ihre Lage nach dem weissen Rande in die Diagramme eingetragen wurden, konnte am Beginn der Bildung der Rückenfurche beobachtet werden, welchem

---

*) *A. Rauber*, Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morphologische Jahrb. Bd. VIII, Tafel XII, F. 1.

Körpertheil der kleinere Kugelabschnitt entsprach; und so ergab sich ausnahmslos, dass es die hintere Körperhälfte ist, da ausnahmslos es diejenige Seite war, wo die Medullarfalten allmählich von unten nach oben zum Vorschein kamen. Es ist hierbei zu erwähnen, dass bei unseren Ranae esculentae die Rückenfurche mit den Medullarfalten nach dem von den Fischen her überkommenen Typus sich anlegen, indem sie vom Gastrulamund aus empor sich entwickeln. Dasselbe war bei den Ranae fuscae des Canton Wallis der Fall, während bei den Ranae fuscae der hiesigen Gegend zuerst die Anlage der Hirnplatte mit den vorderen Enden der Medullarfalten erfolgt, wie es *O. Hertwig**) beschrieben hat. Dieser Unterschied der Anlage des Centralnervensystems bei Thieren derselben Gattung resp. Species wird embryologisch von grossem Interesse, sobald man, wie berechtigt erscheint, annimmt, dass nicht die Processe an sich wesentlich verschieden sind, sondern dass bloss eine chronologische Verschiedenheit bezüglich des Anfangs des Processes besteht. So folgert aus der erwähnten Verschiedenheit, dass die Medullarfalten sich vom Urmund aus nicht durch einen Sprossungsvorgang, welcher seinem Wesen nach mit Vorwärtsschiebung des Materials verbunden sein müsste, sich entwickeln, sondern dass der Faltenbildungsprocess bloss über das ruhende Material vom Urmund aus abläuft und dabei die quere Schlussplatte als eine stets von neuem Materiale dargestellte Welle nach aufwärts und vorn sich fortpflanzt. Diesen Vorgang konnte ich an einem etwas abnormen Ei direct beobachten. Das Ei hatte in der Mitte des oberen Poles eine mit fein gewundenen Furchen versehene und dunkler braun gefärbte Stelle, und ich erwartete mit Spannung die Bildung der Rückenfurche, da diese Marke mir den wirklichen Vorgang der Ausbreitung der Medullarfalten erkennen lassen musste. Die Medullarfalten rückten nach ihrem Auftreten immer näher an die unbeweglich liegen bleibende braune Stelle heran und die Schlussplatte der Falten gelangte so an den vorderen Rand derselben, lief dann in ihr weiter, so dass sie in der Mitte stand, und schliesslich am Ende angelangt, blieb die Schluss-

*) O. Hertwig, Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Zweiter Theil. 1883.

platte als Gehirnplatte stehen. Der dunkelbraune Fleck blieb darauf am vorderen Ende des Medullarrohres, welches sich vollkommen normal weiter bildete, noch lange erkennbar. So wurde also direct beobachtet, wie diese Querfalte ohne jede Vorwärtsschiebung des Materials nach vorwärts sich fortpflanzte und dass diese Fortpflanzung unter wellenförmig fortschreitender Erhebung und Senkung des in loco verbleibenden Materials geschah. So können wir auch annehmen, dass bei den Ranae fuscae der hiesigen Gegend der Process, indem er am anderen Ende anfängt, bloss eine Alteration der Richtung, welche in einer bloss zeitlichen Alteration des Geschehens ihren Grund haben kann, erfahren hat; und es erscheint dabei nicht unverständlich, dass nun die Gehirnwulstbildung sich nicht in umgekehrter Richtung fortpflanzt, sondern auf ihren definitiven Ort beschränkt bleibt. Man wird am Schlusse ersehen, dass diese Ausführung nicht ohne Beziehung für die Consequenzen unseres Resultates bei der speciellen Anwendung desselben ist.

Es sei nun noch das Forschungsschema der Ranae esculentae kurz skizzirt, da wir mit Hilfe desselben in die Lage versetzt werden, vorkommende Abweichungen der ersten Furchungen in ihrer Bedeutung zu erkennen. Figur 1 stellt die beiden ersten Furchen auf dem bereits durch die erste Aequatorialfurche umgrenzten animalen Pol des Eies dar. Die punktirten Linien, welche die rechten Winkel des Furchungskreuzes halbiren, geben die ersten Andeutungen der dritten Meridianfurche; aber diese Richtungen ändern sich, noch ehe die Furchen tief einschneiden, und zwar in der Weise, dass die Furchen schliesslich wie in Figur 2 verlaufen. In Figur 1 sind die der ersten Furchungsebene, also der Medianebene, anliegenden beiden Furchungskugeln jeder Körperhälfte die hintere mit a, die vordere, grössere mit b bezeichnet, die von der Medianebene ausgeschlossenen Zellen mit a′ und b′. Figur 2 zeigt nun, dass die dritten Meridianfurchen von ihrem, dem universellen Normalschema entsprechenden Anfang abweichen, und zwar in einer Weise, dass sie sich nicht mehr im Kreuzungspunkt der beiden ersten Furchen schneiden, sondern derart, dass der Durchschnittspunkt der dritten Furchen der hinteren, kleineren Eihälfte bei Ausführung der dazu erforderlichen Verlängerung weit hinein in die vordere Körperhälfte verlegt wird, während

der gleiche Kreuzungspunkt der beiden dritten Meridianfurchen des vorderen Körperabschnittes entweder stehen bleibt, wie in Figur 3, oder, wie gewöhnlich, auch weiter in die vordere Körperhälfte hinein verschoben wird (Fig. 2). Daraus resultirt für die medialen Zellen der hinteren Körperhälfte, für a, a, eine schmale keilförmige Gestalt und für die lateralen Zellen a' der vollkommene Ausschluss von der Medianebene. Für die lateralen Zellen der vorderen Eihälfte dagegen ergiebt sich aus dem Nachvorwärtsrücken der Durchschnittspunkte der beiden dritten Meridianfurchen eine quere Lagerung der Zellen zur Medianebene und eine ausgiebige Berührungsfläche beider aneinander in dieser Ebene (Figur 2), sofern nicht, wie nicht selten, die beiden keilförmigen Zellen a, a der hinteren Hälfte über das Gebiet der ursprünglichen zweiten Furche sich nach vorn verschieben und so die Zellen b', b' von einander trennen. Selten kommt eine symmetrische Anordnung auch um die zweite, um die excentrische Meridianfurche vor, wie Figur 4 andeutet; noch seltener aber, zweimal von 32 Fällen, beobachtete ich eine mangelnde Excentricität der zweiten Furche, womit sie dann wieder dem universellen Schema entspricht.

In einem für uns besonders interessanten Falle endlich lag die erste Furche excentrisch, sie ging also nicht durch den Mittelpunkt des Eies; und ihre Excentricität lag ganz wie bei einer normalen zweiten Furche nach dem von oben sichtbaren Saum des weissen Poles hin. Sie hatte somit zwei Eigenschaften der zweiten Furche. Die zu zweit auftretende Furche dagegen halbirte das Ei und stand im Uebrigen senkrecht zur ersten und beide standen, wie normal, senkrecht zur Horizontalebene. Da ich ein typisches Furchungsschema kennen gelernt hatte, welches für jede der beiden ersten Furchen noch ein weiteres charakteristisches Merkmal enthält, so erwartete ich mit Interesse das Auftreten dieser weiteren Furchen, und in der That, obgleich die dritten Meridionalfurchen nicht vollkommen dem Schema entsprachen, so schien doch zu erkennen zu sein, dass die zweite Furche die Symmetrieebene darstellte. Volle Entscheidung konnte bei der Unregelmässigkeit der dritten Längsfurchen in diesem Falle bloss die spätere Medullarfurche liefern. Leider aber starben sämmtliche Eier dieser Glasschale, wahrscheinlich durch Vergiftung durch das Wachs,

vor der Zeit ab. Immerhin bleibt das Vorkommniss interessant genug, um später auf ähnliche Vorkommnisse zu achten, da wir jetzt in der Lage sind, wenn auch die bisherigen einzigen Charaktere, die chronologischen, verwechselt sein sollten, durch die übrigen Charaktere die Furchen in ihrer wahren Bedeutung zu recognosciren.

Als Gesammtresultat hat sich somit herausgestellt, dass alle Hauptrichtungen des Embryo schon zur Zeit der Bildung der zweiten Furche normirt sind; und daraus folgt, dass die embryonale Entwickelung in diesen Beziehungen von Anfang an ein festes System von Richtungen ist, welches keine Unterbrechung zeigt, und wo dem Zufall nichts mehr zur Bestimmung überlassen bleibt.

Sehen wir uns weiterhin nach Bestätigung oder Erweiterung unseres Resultats auf den Gebieten anderer Thiertypen um, so liegen manche Beobachtungen vor, welche zu diesem Zwecke sich eignen.

Bezüglich der Bestimmung der Längsachse des Thieres schon mit oder vor der ersten Furchung findet sich bei *Auerbach**) die Angabe, dass bei dem länglichen Ei von Ascaris nigrovenosa aus dem einen spitzeren Pol, welcher im Eileiter uteruswärts liegt und welcher vermuthlich zuerst vom Samen getroffen wird, sich der Kopftheil des Wurmes entwickelt. Da hier die specifische Gestaltung des Eies wohl durch die Wirkung des Eileiters bedingt ist, die Richtung des Eileiters aber zugleich auch die Stelle des eindringenden Samens bestimmt, so lässt sich nicht entscheiden, ob die Bestimmung, dass der spitze Theil das Kopfende liefert, dem Ei schon vor der Befruchtung inhärirt, oder ob erst durch Vermittelung der stets von dieser Seite her erfolgenden Befruchtung diese Entscheidung getroffen wird. Die Längsachse des Thieres aber ist schon im Ei bestimmt, der Zweifel bezieht sich bloss auf das Vorn und Hinten an derselben. Der Autor schildert ausführlich die Umdrehung der conjugirten Kerne um 90 Grad, ferner die weiteren Theilungen, ohne bei der sonst so minutiösen Beschreibung

*) L. Auerbach, Organologische Studien, 1874. pag. 195 u. flgde.

aller Nebenumstände der Schwierigkeiten zu erwähnen, die es der Beobachtung hätte machen müssen, wenn diese Vorgänge nicht in bestimmter Stellung zur Richtung der optischen Achse des Mikroskopes sich vollzogen hätten. Es scheint demnach berechtigt, zu vermuthen, dass letzteres der Fall gewesen ist, das heisst, dass die Umdrehungsachse der conjugirten Kerne wie die ersten Furchungsebenen annähernd senkrecht gestanden haben. Da die Lagerung des Eies im breitgedrückten Eileiter eine zufällige und unveränderliche ist, so folgt, dass das äussere Moment einer geringen Quetschung durch das Deckglas schon von Anfang an Veranlassung gewesen sei, dass die Umdrehung der conjugirten Kerne senkrecht zur Druckrichtung vor sich geht und weiterhin, sei es damit zugleich oder unabhängig davon, auch die senkrechte Richtung der ersten Furchungsebenen bestimmt werde. Nachdem aber einmal diese Entscheidungen beim Anfang der Entwickelung getroffen sind, werden sie auch für den ganzen ferneren Verlauf derselben massgebend bleiben müssen.

Weiterhin lassen die Abbildungen von *Ch. Julin**) über die Entwickelung des Männchen der Rhopalura Giardii sehr deutlich erkennen, dass auch hier durch die erste Furche schon die Richtung der Längsachse des Thieres und zugleich die Entscheidung über vorn und hinten getroffen wird, nur liegt diese Achse nicht, wie beim Frosch, in der Richtung der ersten Furchungsebene, sondern steht senkrecht dazu; sie liegt also in der Richtung der ersten Kernspindel, gleich wie bei Ascaris nigrovenosa. Die erste Theilung zerlegt nämlich das Ei der Rhopalura in eine grössere und eine kleinere Zelle, von denen die erstere lange Zeit ungetheilt bleibt und dabei von den Nachkommen der letzteren Zelle nur unvollkommen eingehüllt wird, so dass der der kleinen Zelle abgewendete Theil der grossen Zelle lange genug frei bleibt, um mit Hilfe der weiteren Bildungen das Vorn und Hinten sicher unterscheiden zu können. Die kleinere Zelle liefert hier das Ectoderm, die grössere das

*) Ch. Julin, Contribution à l'histoire des Mezoaires. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides. Arch. de Biologie T. III, 1882.

Entoderm. Die Abbildungen von *van Beneden* über die Entwickelung der Conocyema polymorpha*) deuten auf ganz das gleiche Verhalten hin.

Dagegen stehen unsere obigen Beobachtungen in grellem Widerspruche mit der älteren Angabe van Beneden's**), dass beim Kaninchen die Segmente der ersten Furchung dem Epiblast und dem Hypoblast entsprächen. In Anbetracht aber der Schwierigkeit einer derartigen Feststellung bei der Säugethierentwickelung und des Umstandes, dass diese von den Beobachtungen anderer Untersucher abweichende Angabe noch keine Bestätigung gefunden hat, können wohl zunächst erst letztere abgewartet werden, ehe wir uns ein Urtheil darüber zu bilden versuchen.

Fragen wir zuletzt noch nach den Ursachen, welche die so früh bestimmten Hauptrichtungen normiren können, so entziehen sich die Ursachen derjenigen Richtungen, welche schon vor der Befruchtung bestimmt werden, zur Zeit fast gänzlich unserer Beurtheilung. Es ist aber nicht zu übersehen, dass eine einzige Richtung ohne den Charakter des Räthselhaften entstehen kann, sofern zwei verschiedene Substanzen im Eie vorhanden sind, welche die Neigung haben, sich von einander zu scheiden, wie dies bei dem Vorhandensein von Nahrungs- und Bildungsdotter zumeist der Fall ist. Wenn von diesen jeder sich für sich sammelt, so entstehen zwei Massen, durch deren Mittelpunkte eine Richtung, die dorsoventrale Richtung, bestimmt ist; und wenn dann zugleich der Bildungsdotter specifisch leichter ist, als der Nahrungsdotter, so wird er sich bei schwimmenden Eiern stets nach oben richten. Ob aber durch dieses Moment allein schon die senkrechte Stellung der beiden ersten Furchungsebenen bestimmt wird, oder ob die erste Furchungsebene allein durch den nach oben verlegten Massenmittelpunkt der specifisch leichteren Substanz und durch den Massenmittelpunkt des ganzen Eies vollkommen bestimmt wird und aus diesem Grunde

*) Arch. de Biologie, T. III. pl. VIII.

**) Van Beneden. Développement embryonnaire des Mammifères. Bull. de l'Acad. Belgique 1874.

die senkrechte Stellung erlangt, oder ob hierbei noch andere Momente mitwirken, darüber müssen wir uns zur Zeit des Urtheils enthalten. Ich will nur noch darauf hinweisen, dass uns die centrolecithalen Eier der Arthropoden, bei welchen der Nahrungsdotter in der Mitte des Eies eingeschlossen ist, und die alecithalen Eier der Säuger, wo die geringe Menge vorhandener Dotterkörner im ganzen Eie vertheilt ist, darauf aufmerksam macht, dass immerhin die Sonderung des Nahrungs- und des Bildungsdotters auf zwei verschiedene Seiten des Eies schon ein besonderer Vorgang ist, welcher nicht ohne Weiteres als selbstverständlich anzunehmen ist.

Soweit die Richtungen erst nach der Befruchtung entstehen, kann man daran denken, dass die Befruchtung irgendwie mit richtungbestimmend wirke, dass z. B. der Conjugationsrichtung des weiblichen und männlichen Vorkernes dabei eine entscheidende Bedeutung zukomme; eine Vermuthung über deren eventuelle Berechtigung natürlich nur die directe Beobachtung an durchsichtigen Eiern Aufschluss zu geben vermag. Vor einer Ueberschätzung dieses vermuthlichen Einflusses des Befruchtungsvorganges auf die Richtungsbestimmung wird uns die Erwägung schützen, dass es Thiere giebt, wo sowohl befruchtete und unbefruchtete Eier vollkommen entwickelungsfähig sind, und dass selbst Eier der Wirbelthiere ohne Befruchtung erste Stadien der Entwickelung zu durchlaufen vermögen. Diejenigen Richtungen, welche unter allen nöthigen Cautelen vorgenommene Wiederholungen der Beobachtung unbefruchteter Wirbelthiereier als hierbei auftretend nachweisen werden, können dann also sicher nicht als von der Richtung des eindringenden Samenfadens resp. von der Copulationsrichtung der beiden Vorkerne abhängig aufgefasst werden.

Schliesslich sei noch die Bedeutung unseres Resultates für ein pathologisches Vorkommniss angedeutet. Wir haben die Achsenbestimmung als einen bereits mit dem Beginne der Entwickelung, also lange vor der Anlage der besonderen Achsenorgane sich vollziehenden Vorgang kennen gelernt. Dies entspricht der Beziehung, dass die Medianebene nicht bloss der

Ort ist, an dem die Achsenorgane liegen, sondern dass sie diejenige Fläche ist, zu welcher in den beiden Körperhälften alles symmetrisch angelegt wird. Damit bleibt meiner Meinung nach wenig Wahrscheinlichkeit für die Annahme *Ahlfelds**), dass Druck der Zona pellucida auf das Bildungsmaterial des Embryo in einem Stadium kurz vor dem Auftreten der Primitivrinne die Fruchtanlage zu spalten vermöge; und das Gleiche glaube ich bezüglich der Ansicht *L. Gerlachs***), dass er durch Beschränkung der Athmungsgelegenheit in der Richtung der vorwachsenden Primitivrinne (mittelst Ueberfirnissen der Schale des Hühnereies auf der entsprechenden Stelle) eine Spaltung im Weitersprossen der Primitivrinne und damit in dem ganzen Embryo hervorzubringen vermöge und vermocht habe. Selbst wenn dieses Achsenorgan oder die specielle Embryonalanlage durch diese Mittel spaltbar wären, so würde trotzdem unmöglich eine dem Gesetz der symmetrischen Ausbildung um die eigene Medianebene und dem Gesetz der symmetrischen Vereinigung beider Individualanlagen folgende Doppelbildung hervorgehen können; sondern höchstens würde ein aus zwei auseinanderstehenden symmetrischen Hälften bestehendes Doppelgebilde entstehen, dessen beide Theile durch nicht zu Organen geordnete Gewebebildungen in einen durchaus nicht den Gesetzen symmetrischer Ausbildung und Vereinigung folgenden Zusammenhang gebracht sind. Denn wir haben keine Berechtigung, den Achsenorganen derartige differenzirende Wirkungen auf ihre Umgebung zuzuerkennen, dass von ihnen aus die Bildung der ganzen übrigen Theile der betreffenden Metameren ausgelöst, oder sonst veranlasst werden könnte. Vielmehr ist in Anbetracht unseres Resultates zu vermuthen, dass beide Processe, Achsenbildung und die Vertheilung des Materiales für die Organe in frühester Zeit der Entwickelung stets gemeinsam sich vollziehen, dass sie beide Folgen eines

---

*) Fr. Ahlfeld, Die Missbildungen des Menschen. 1880. pag. 10.

**) L. Gerlach, Ueber die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen beim Hühnchen. Sitzungsber. d. phys. med. Societät zu Erlangen vom 8. November 1880.

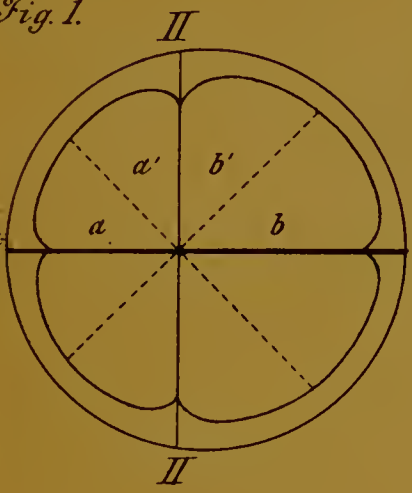
und desselben Vorganges sind; und bezüglich der Entstehung der Doppelbildungen werden wohl Diejenigen der Wahrheit am nächsten kommen, welche mit *B. Schultze* die Ursachen und die Entstehungszeit der Doppelbildungen in die früheste Zeit, also vor, während oder direct nach der Befruchtung verlegen, sodass von vornherein eine andere Materialvertheilung um zwei Achsen stattfinden kann.

Breslau, 11. Juni 1883.

Druck von Grass, Barth & Comp. (W. Friedrich) in Breslau.

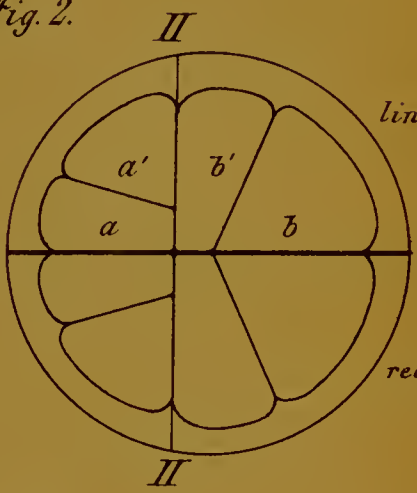
Furchungsschema von Rana esculenta.

Fig. 1.



Schwanz-
theil.

Fig. 2.



Kopf-
theil.

rechts

Fig. 4.

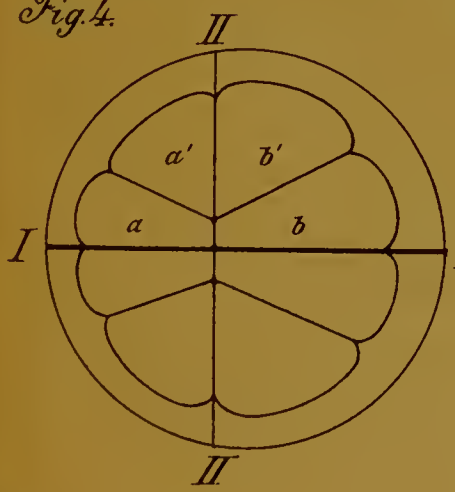
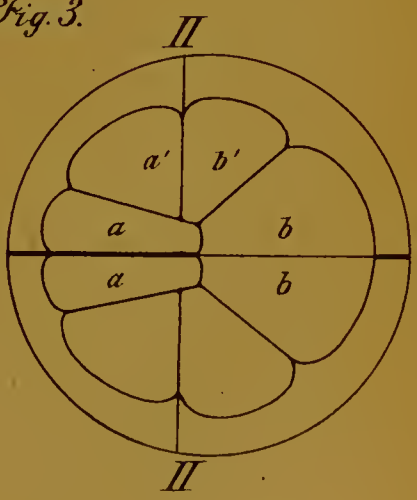


Fig. 3.



Kopf-
theil.

W. Roux delin.